心理科学进展 2023, Vol. 31, No. 8, 1460–1476
Advances in Psychological Science

https://doi.org/10.3724/SP.J.1042.2023.01460

·研究前沿(Regular Articles)·

基于动态线索感知生命性的认知神经机制*

黄 梅 杨格晴 王 莹 蒋 毅

(中国科学院心理研究所, 脑与认知科学国家重点实验室, 脑科学与智能技术卓越创新中心, 北京 100101)
(中国科学院大学心理学系, 北京 100049) (北京脑科学与类脑研究中心, 北京 102206)

摘 要 从运动的客体中感知生命性对于人类的生存繁衍和社会互动具有重要意义。传达生命性的动态线索可分为具有生物运动模式和表现意图的运动两类, 二者所包含的一些特定运动特征是其引发生命性知觉的关键。现有理论假说分别从视觉信息加工和社会认知的角度解释了上述现象的认知机制。基于两类动态线索的生命性感知与皮层下和皮层上多个脑区的活动有关, 这些脑区可能构成了一个涉及基本的生命信号探测以及高级的意图理解和推理功能的脑网络。未来研究需从认知、行为遗传及神经等层面系统揭示两类动态线索在生命性知觉中的作用及其交互机制, 阐明上述脑网络的组织和连接方式及各个节点的具体功能; 同时探究基于动态线索感知生命性的计算原理及将生命性感知异常作为社会认知障碍标志物的可能性, 以推动其在人工智能与心理疾患识别等领域的应用。

关键词 生命性知觉, 生物运动, 生命探测, 目标导向运动, 意图理解
分类号 B842

1 引言

生命性知觉(animacy perception)指个体通过各种视觉线索感知到客体具有生命性的过程(Di Giorgio et al., 2021; Scholl & Tremoulet, 2000; Tremoulet & Feldman, 2000)。这种知觉能力对于人类生存繁衍具有重要的意义(Wheatley et al., 2007), 也是社会认知的前奏(Frith & Frith, 1999; Szego & Rutherford, 2008; Waytz et al., 2010)。在由“丛林法则”掌控的自然界中, 周围环境中生命的存在意味着两种可能性: “生的希望”或者“死的威胁”。只要探测出环境中存在生命, 动物就会提高警觉, 为“逃跑还是战斗”做好准备。在日常生活中, 感知到客体是否具有生命性也有利于个体随后产生合适的行为。认识到一个实体是有生命性的, 有助于我们更有效地向它分配注意资源、预测它可能的行为、判断是否应该接近或避免它以及确定如何适当地与它互动(Shultz & McCarthy, 2012)。

基于生命体和非生命体的区别, 研究者将引发生命性知觉的线索分为三类: 其一是具有类似生物的形态特征; 其二是能以生物学上合理的方式运动; 其三是能在周围环境的限制下做出有目的和有效的行动(Shultz & McCarthy, 2014)。第一类线索是静态的。研究者通常把真实的生物或面孔图片作为有生命的刺激, 与无生命的客体或人造面孔(洋娃娃或雕塑面孔等)图片刺激对比, 考察基于静态线索的生命性知觉的认知特性和神经机制(Looser & Wheatley, 2010; Ritchie et al., 2021)。与之相对, 后两类线索则是动态的。动态线索可以独立于形态特征引发生命性知觉及其相关的脑活动(Chang & Troje, 2008; Scholl & Tremoulet, 2000; Schultz & Bülthoff, 2019)。尤其当在远距离或黑暗中视物时, 动态线索可以吸引注意力, 并有效地提供有关主体行为的线索, 从而在生命性

收稿日期: 2022-10-13
* 国家自然科学基金(32171059, 31830037)、中国科技部科技创新 2030-重大项目(2021ZD0203800)、中国科学院战略性先导科技专项课题(XDB32010300)、中国科学院青年交叉团队(JCTD-2021-06)、中国科学院青年创新促进会、中国科学院心理研究所自主部署项目(E2CX4325CX)以及中央高校基础研究基金资助。
通信作者: 王莹, E-mail: wangying@psych.ac.cn

知觉中发挥重要的作用。此外, 有研究表明自闭症谱系障碍者基于运动线索的生命性知觉与正常群体存在差异(详见综述: 刘佳 等, 2021), 其中不乏来自儿童和青少年群体的研究证据(Congiu et al., 2010; Rutherford et al., 2006; Vanmarcke et al., 2017)。因此, 关注动态线索引发的生命性知觉, 不仅有助于更全面地揭示生命性知觉的认知神经机制, 也有望为自闭症等社会认知障碍疾患的早期识别提供参考, 具有重要的理论意义和实践价值。本文将围绕该主题展开综述, 首先梳理引发生命性知觉的动态线索的类型和相关研究证据, 进而论述并探讨动态线索引发生命性知觉的认知基础和脑机制, 并在此基础上提出需要进一步研究的科学问题。

2　引发生命性知觉的动态线索

通过梳理前人研究, 我们发现引发生命性知觉的动态线索主要可归为两大类。第一类是符合自然生物运动模式的运动(以下简称模式生物运动线索), 主要指真实的生命体做出的行走、跳跃、游动等动作或者其他客体发出的模拟生命运动模式的动作。第二类是在与外界交互过程中表现出特定目标或意图的运动(以下简称表现意图的运动线索), 主要体现为一个主体与其他客体或主体之间进行有意义的互动的动作。上述两类线索虽然同时存在于真实的生命体中, 但研究者通常会借助某些手段将其分离, 在实验室中对两类线索引发生命性知觉的特性及机制分别展开研究。

2.1　模式生物运动线索

为了界定可以诱发生命性知觉的模式运动线索, 研究者主要采用了两种思路。一是采用真实存在的生命体的运动, 考察其中包含的哪些固有模式或关键动态特征影响了人对生命性的知觉; 二是采用不具备生命体形态的非生物客体, 探究当其被赋予哪些运动特征时, 人们可以从中感知到生命性的存在。

2.1.1　真实生物运动刺激研究

利用生物运动刺激研究生命性知觉源自于以下基本的推论, 即自然存在的生物运动往往具有特定的模式, 如有足生物的行走、鱼类的摆尾、软体动物的变形等等, 而人们可能可以利用这些线索从真实的生物运动中感知到生命的存在, 即使运动主体的表面形态特征已从刺激中剥离。该假设一定程度上得到了实验证据的支持。自从Johansson (1973)的开创性工作以来, 大量研究证明, 人们仅通过观看附着在少数几个主要关节点上的光点的运动, 就能识别出生命体的存在, 并提炼出丰富的生物性和社会性信息, 如行走方向(Wang & Jiang, 2014; Yang et al., 2014; Zhang et al., 2017)、动作类型(de la Rosa et al., 2016)、情绪(Clarke et al., 2005)和性别(Pollick et al., 2005)等等。这种光点生物运动刺激去除了生物体具体的表面形态特征, 而保留了生物体特有的运动特征, 因此适合用于研究生物运动包含的动态线索诱发的生命性感知。

对于包括人类在内的陆生脊椎动物, 行走是其最重要的运动类型之一。有研究者以光点行走运动为切入点, 探究了人对生命性的知觉。Chang 和 Troje (2008)的研究表明, 由运动光点构成的行走的人类、猫、或鸽子动画都能引起生命性知觉。当整体构型信息(即各个关节点的相对位置)被打乱而局部生物运动信息(即各个点的运动轨迹)被保留时, 观察者依旧可以感知到一定的生命性, 提示行走刺激包含的局部运动特征是一种生命性感知线索。另外, 无论光点行走刺激是否具有整体的构型信息, 正立刺激的生命性评分都比倒立的高, 研究者提出, 对于有足的陆生生物, 其正立行走运动中包含的符合重力作用的运动模式很可能是生命性感知的强有力线索。Thurman 和 Lu (2013)在他们的研究中证实了与重力作用一致的光点行走运动会获得更高的生命性评分。此外, Thurman 和 Lu (2013)认为 Chang 和 Troje (2008)使用的光点步行者的运动类似于在跑步机上行走, 没有发生位移, 这与现实环境中动物会发生空间上的移动不一致。为此, 他们进一步操纵了光点步行者是否发生外部移动以及外部移动方向是否和局部运动暗含的方向一致, 结果发现在整体形状打乱的生物运动中, 生命性知觉不仅取决于刺激内部的局部运动, 还取决于局部运动与整体外部移动的方向一致性。除了人类, 其他陆生生物能否从光点步行运动线索中感知生命性呢? Vallortigara 和 Regolin (2006)考察了刚出生没有任何视觉经验的小鸡对光点步行母鸡动画的反应, 发现观看正立行走的光点动画时, 小鸡会将自身的朝向调整为与动画行走方向一致, 但观看倒立刺激时则不会。研究者认为该结果说明新生的小

鸡对于符合重力作用的行走生物运动也具有特殊的视觉偏好，提示从行走运动中感知生命性可能是一种跨物种的能力。

陆生动物能够从符合重力作用的光点行走运动中感知到生命性，可能与其自身受地球重力吸引有关(Wang et al., 2022)。然而，生活在水体中的动物，其运动模式不同，受重力的影响也有差异，它们的生命性知觉规律是否和陆生动物有所不同呢？Ma 等(2022)发现斑马鱼表现出对正立光点斑马鱼运动刺激的偏好，即它们更偏好在呈现正立光点斑马鱼运动刺激而非倒立刺激的缸壁附近游动。该研究认为与重力作用方向一致的运动线索也是斑马鱼感知生命性的来源，尽管斑马鱼在水中本身处于接近失重的状态。Larsch 和 Baier (2018)通过系统操纵光点刺激的运动参数，考察了斑马鱼对其同类运动的生命性知觉及哪些运动特征在其中起关键作用。他们在培养皿下方投射不具备逼真鱼形外观的光点斑马鱼动画，发现该操作会引发培养皿中斑马鱼的结群游动，而结群游动意味着斑马鱼将光点动画视为自己的同类。进一步地，他们系统操纵了运动刺激的轨迹、速度、连续性等参数，发现自然不规则的运动轨迹、有间断的运动、以 1~2 Hz 交替进行推进和滑行的游动(swim bout)、0.7~0.9 s 左右的游动间隔(swim bout interval)等关键动力学特征会让斑马鱼将运动的黑点视为同类。他们认为，对这些关键运动特征响应的“生命探测器”在上述现象中发挥了核心作用，该探测器的激活驱动了斑马鱼的结群游动行为。上述研究结果提示某些水生脊椎动物也能从具有特定模式及特征的生物运动中感知到生命性。

生活在大气环境中的飞行动物，例如鸟类，其典型运动特征之一是既可以在地面行走，又可以在天空中飞翔。大部分鸟类的行走运动与陆生动物非常相似，但其在飞翔时具有独特的运动模式，即需要通过振翼来抵消重力的作用保持平衡。目前对于鸟类的生命性知觉研究只关注了其在陆地上的行走运动(如 Chang 和 Troje, 2008)，而飞行过程中哪些关键动力学特征会引起鸟类自身或者人类的生命性知觉仍是一个未来需要探索的方向。

2.1.2 模拟生物运动刺激研究

采用真实生物运动刺激的生命性知觉研究主要关注了少数几种陆生生物或者水生生物的运动模式，且局限于某些特定的运动类别。而一些研究借助模拟生物运动刺激，研究了更多类型的引发生命性知觉的模式生物运动线索。这些研究的基本思路是赋予简单几何图形以真实生物运动类似的运动模式，观察人类能否从这种模拟生物运动刺激中感知到生命性，从而推论特定运动线索在生命性知觉中的作用。

Kawabe (2017)将光点人类跳跃动画在垂直维度上最高和最低点的运动信息赋给矩形的高边和底边，得到一个跳跃的矩形动画，发现这种跳跃矩形虽然不具备生命体形态，但可以引发和真实跳跃运动类似程度的生命性知觉。他们还分离出跳跃矩形动画中的变形和平移成分(将只有底边的运动信息视为变形成分，高边和底边同时运动视为平移成分)，研究单一成分是否足以引起生命性感知，结果发现变形和平移的组合对于唤起生命性感知是必要的。此外，该研究系统操纵了变形和平移之间的时间间隔对生命性印象和跳跃印象的影响，发现当时间间隔较大时，生命性感知和跳跃印象会受到阻碍。这些结果表明，变形和平移在一定时间范围内的组合是引起生命性知觉的关键线索。Michotte (1963)发现当一个方块在空间中有节奏地伸长和收缩并产生平移，观察者会感知到方块具有生命性。这种刺激被称为“毛毛虫刺激” (Caterpillar stimulus)。Parovel 等(2018)对比了以毛毛虫方式运动的方块和以直线方式运动的方块，发现前者可以引发更强的生命性知觉。虽然毛毛虫刺激和跳跃运动类似，包含了变形和平移成分，但这些研究并未阐明毛毛虫刺激中的哪些动态特征是引发生命性知觉的主要线索。

另有一些研究者利用模拟运动探究了引发生命性知觉的一般性动态线索及通用规律。这些研究发现，自我驱动运动(self-propelled motion)是一种能使观察者产生稳定的生命性知觉的最基础、最广泛存在的线索。其典型特征是刺激先保持静止状态，然后在某个时刻自发开始运动(Castelli et al., 2000; Scholl & Tremoulet, 2000; Stewart, 1982)。当几何图形可以自主发起运动(Castelli et al., 2000)、自主改变速度(Tremoulet & Feldman, 2000)、自主改变运动方向(Scholl & Tremoulet, 2000)或自主控制运动轨迹(Santos et al., 2008)时，观察者会感受到生命性。此外，运动物体的主要身体轴线和它的运动方向之间的一致性也会影响生命性感知(Tremoulet & Feldman, 2000)，当物体

能够自主地将身体主要轴线的方向调整为和运动方向一致时, 相比于二者方向不一致时, 被感知为具有更高的生命性。Di Giorgio 等(2017)首次发现新生儿对可以诱发生命性感知的自我驱动运动具有偏好, 而当小球自主发起运动的过程被掩蔽(即小球以运动的方式进入屏幕), 这种偏好消失, 提示新生儿可能就已经具备了通过自我驱动运动感知生命性的能力。综合上述研究证据可以推测, 觉察到运动的自主性可能是引起生命性知觉的基本条件之一。

一种较为特殊的体现出生命体自主性的线索是违反重力作用的运动。在自然界中, 生活在陆地、水体或者大气环境中的动物所受重力的影响不同, 但它们都能依靠自身储存的能量发出抵抗重力作用的向上运动, 例如跳跃、跃出水面或者向上飞翔。与此一致, 在实验室研究中, 研究者发现能够抵抗重力作用的运动相比于顺应重力的运动能够引起更强的生命性知觉。Szego 和 Rutherford (2008)将向上运动的点和向下运动的点的动画先后呈现在垂直放置的屏幕上, 让被试选择哪个动画的生命性更高。尽管这些点除了运动方向不一致外其余所有运动参数都一致, 但还是有更多的被试将向上运动的点的动画感知为更具有生命性。更有趣的是, 当屏幕水平放置(与重力方向垂直)时, 这一效应消失了。另有研究表明 9 个月大的婴儿能够根据一个弹珠的运动是否违反重力作用及牛顿定律区分有生命和无生命的运动, 表现为将更多注意资源分配给无生命的运动(Kaduk et al., 2013)。这些研究说明, 生活在地球上, 重力可能作为一种环境变量影响了人类对运动物体的生命性知觉。当出现违反重力作用的运动时, 观察者可能推测该物体本身具有内部能量源, 能够抵抗自然存在的重力, 从而感知到生命性。

2.2　表现意图的运动线索

除了生命体自身的运动模式, 暗含了意图的运动也会让人感知到生命性的存在。在基于该类运动线索的生命性知觉研究中, 有少数研究对比高度仿真的动画人物做出的具有生命性的运动和无生命性的运动, 考察形态特征和表现意图的运动线索激活的相关脑区(如 Shultz & McCarthy, 2014)。然而更多研究者为了剥离生命体形态等表面特征对于运动本身诱发的生命性知觉的影响, 采用不具备生物形态的简单物理刺激(如小球、三角形、方块等), 通过操纵其与外界环境交互的方式来赋予其行为一定的意图性, 考察哪些因素是表现意图的运动线索引发生命性知觉的有效条件(如 Frankenhuis et al., 2013; Gao et al., 2010; Hofrichter et al., 2021; Tremoulet & Feldman, 2006)。其中, 按照运动主体与环境中其他主客体交互方式的复杂程度, 表现意图的运动线索可依次分为目标导向运动、双主体互动运动和多主体互动运动, 以下将分别介绍这几类动态线索引发生命性知觉的研究证据, 总结其中可能影响生命性知觉的关键因素。

2.2.1　目标导向运动

目标导向运动是指主体在周围环境的限制下做出有目的和有意义的动作, 如移动一个物体(Shultz & McCarthy, 2014)或者完成一个任务(Shultz et al., 2011), 这类运动会让观察者产生运动主体具有生命性的知觉。Tremoulet 和 Feldman (2006)发现, 当一个运动的物体“看到”静止的白点后改变了方向并朝着静止的白点前进时, 观察者对运动物体的生命性评分相比于控制条件会增强, 说明对运动主体的目标推理影响了生命性归因。还有研究证据揭示了儿童能够基于几何图形的运动模式将其解释为有意图的主体。例如, 九个月大的婴儿可以从几何图形的目标导向运动中做出目标性归因(Csibra et al., 1999), 而且这种对目标的归因只需要目标导向线索而不需要自我驱动线索的存在。6 个月大的婴儿会把目标性归于一个移动的盒子, 这个盒子通过变换路线灵活地移动, 从而到达它的目的地(Csibra, 2008)。这些结果说明达成目标的灵活性和有效性是这类动态线索引发生命性知觉的关键因素。

2.2.2　双主体互动运动

双主体互动运动一般指一个主体的运动以特定的方式对另外一个主体的运动产生了影响(Blakemore et al., 2003; Schultz et al., 2004)。一种简单的运动模式是当一个小球 A 朝一个静止的小球 B 运动, 在 A 接近 B 时, 小球 B 向远离 A 的方向运动。观察者会将这种动画知觉为两个有生命的主体的互动(reaction event), 即小球 A 在追逐小球 B, 而小球 B 逃离了小球 A。需要注意的是, 并不是所有的互动都会诱发生命性知觉。比如, 当小球 A 触碰了 B 后, 小球 B 才开始向另一方向运动, 观察者则会知觉到两个无生命物体发生了碰撞(Scholl & Tremoulet, 2000)。一个可能的原因是,

小球触碰后发生了动能的传递，可以通过单纯的物理规律来解释，因而观察者不会对碰撞的主体赋予生命性。此外，在两个小球互动的过程中，时空因素的改变会影响观察者对两个主体之间应变情况(contingency)的感知(Blakemore et al., 2003)。当两个运动主体在空间上邻近而不发生接触，在运动时间上有间隔而不完全同步，更容易使观察者产生生命性知觉。以上结果提示，互动方式无法完全用物理规律解释、但互动主体的运动之间具有特定的时空关系可能是双主体运动引起生命性知觉的关键。

2.2.3 多主体互动运动

当动画中存在多个互动的几何图形时，观察者也会感知到生命性。例如，Heider 和 Simmel (1944)创造了一个动画，其中几个几何图形(一个大三角形、一个小三角形和一个小圆圈)在一个大矩形周围移动。这些图形的一种代表性交互运动模式是，大三角形追逐小三角形和小圆圈，小三角形和小圆圈最终跑进了大矩形，大三角形在大矩形外围蹲守。观察这样存在多个主体进行互动的动画，观察者往往会对这些图形产生有生命性的印象。另一种特殊的多主体互动形式是多个三角形在一定的距离内指向一个圆形并不断靠近和围堵该圆形，观察者会不由自主地产生狼群在追逐羊的印象，并且这种印象还会影响被试下一步的行为，该效应被称为狼群效应(wolfpack effect) (Gao et al., 2010)。狼群效应反映了具有高度意图性的运动线索引发生命性知觉的现象(Gao et al., 2010)。这种意图性由多种运动特征承载，如自我推进、加速、改变方向、热量追踪(heat-seeking)和空间接近等(Hofrichter et al., 2021)。当主体直接追赶其猎物时，就会出现热量追踪现象(Frankenhuis et al., 2013; Gao et al., 2010)，即狼对羊发起了直接的攻击。空间接近指追逐者与猎物之间距离越近，越有助于追逐和生命性检测(Meyerhoff et al., 2014)。这些集成的运动特征高度抽象出了狼群在追逐猎物时的表现，使观察者不由自主地感知到了生命性。然而，并非所有存在多个主体的互动运动都会引起生命性知觉。例如，Takahashi 和 Watanabe (2015)报告了当周围的点阵与目标点产生同步化运动时，被试感知到的生命性和意图都大大减弱。也就是说，群体整齐划一的运动模式会降低生命性知觉。上述研究结果表明，各个主体具有独特的运动模式并在主体间存在追逐等关系可能是多主体互动运动引发生命性知觉的关键。

综上所述，无论运动主体是否具有生命体形态，具备生物运动模式或者表现出意图的运动都可以引起生命性知觉。表 1 总结了两类运动线索引发生命性知觉的典型研究证据及这些研究发现的影响生命性知觉的关键运动特征。

表 1 两类运动线索引发生命性知觉的典型研究及其主要发现

线索类型	实验刺激	代表性研究	研究方法	主要结果	关键运动特征
模式生物运动线索	真实生物运动	Chang 和 Troje (2008)	评价光点行走运动的生命性。	整体构型打乱而局部运动信息保留的正立光点生物运动相比倒立刺激具有更高的生命性。	行走包含的局部运动特征；符合重力作用的正立运动。
		Thurman 和 Lu (2013)	评价光点行走运动的生命性。	外部平移方向和内部局部运动方向一致比不一致条件生命性高，正立比倒立条件生命性高。	符合重力作用的正立运动；内外部运动方向一致。
		Larsch 和 Baier (2018)	用黑点描绘一群斑马鱼的运动，并实时投影至培养皿下方的屏幕，观察黑点的运动是否能够吸引培养皿中的斑马鱼结群游动。	当黑点运动方式和斑马鱼自身一致时，斑马鱼会发生结群游动，提示其将黑点视为同类。	斑马鱼自然游动的动力学特征，如有间断的运动，每次摆尾的间隔在 0.7~0.9 s 左右(swim bout interval)，不规则的运动路径(natural path)，摆尾和滑行交替进行的游动等。
	模拟生物运动	Michotte (1963)	评价运动的几何图形的生命性。	当方块以有节律地伸长和收缩的方式进行平移，观察者会感知到生命性。	类似于毛毛虫运动的节律性变形和平移。

续表

线索类型	实验刺激	代表性研究	研究方法	主要结果	关键运动特征
模式生物运动线索	模拟生物运动	Kawabe (2017)	评价光点跳跃运动及从光点跳跃运动抽象出的跳跃矩形的生命性和跳跃印象。	模拟跳跃矩形和光点跳跃者引起的生命性知觉差异不显著; 跳跃矩形只含有变形或平移的单一成分时生命性降低, 二者的时间关系对跳跃印象重要, 对生命性知觉影响适中。	跳跃运动包含的变形和平移的适当组合。
		Parovel 等 (2018)	利用评分的方法选出以何种方式运动的几何图形的生命性更高。	以毛毛虫方式运动的方块的生命性高于以线性方式运动的方块。	类似于毛毛虫运动的节律性变形和平移。
		Tremoulet 和 Feldman (2000)	比较一个圆形颗粒在某处运动路径上同时改变速度和方向, 一个矩形颗粒在某处路径变速变向的同时短边朝向(主轴方向)和运动方向一致条件和不一致条件下的生命性。	速度变化越大, 生命性评分越高; 角度变化越大, 生命性评分越高; 主轴方向和运动方向一致比不一致条件下生命性更高。	突然加速、改变方向、自主调整主轴方向和运动方向一致等。
		Szego 和 Rutherford (2008)	利用二项迫选的方式比较顺应重力下降的点和抵抗重力上升的点哪种生命性更高。	在正常垂直放置的屏幕上, 更多的被试认为向上升起的点比下降的点的生命性更高。	具有抵抗重力作用的运动模式。
表现意图的运动线索	目标导向运动	Tremoulet 和 Feldman (2006)	让观察者对不同情景的动画做生命性评分。	当一个运动的物体看到静止的圆点后改变方向并朝向圆点前进的情景下, 观察者的生命性评分相比于其他条件会更高。	自主性和合理地达成目标。
		Csibra (2008)	利用习惯−去习惯范式研究婴儿对于目标导向运动的注视偏好。	尽管盒子是无生命的, 但是当它发出合理的目标导向运动时, 婴儿把目标性赋予执行目标导向行动的盒子。	达成目标的合理性和有效性。
	双主体互动运动	Scholl 和 Tremoulet (2000)	综述了何种条件下观察者会将两个运动的小球知觉为有物理上的因果关系、何种条件下会知觉为有生命性。	球 A 即将碰撞球 B 前, 球 B 就已开始向远离球 A 的方向运动, 这一动画可被知觉为两个有生命性的小球在追逐和逃离。	两互动主体的运动在时空上存在间隔。
	多主体互动运动	Gao 等 (2010)	利用飞镖或者有眼睛的圆盘等有朝向的形状逼近另一个圆盘, 观察者感知到"一群狼在捕食一只羊", 从而建立了追逐探测范式。通过操纵朝向, 让被试判断追逐是否存在或者让被试操作代表羊的圆盘来躲避"狼群"。	当"狼群"的朝向始终指向"羊"相比于朝向偏离"羊"90 度的条件, 追逐检测率更高; 当一群飞镖始终朝向被试操作的圆盘时, 被试躲避真正的狼的表现显著下降。	"捕食者"对"被捕食者"的朝向。
		Meyerhoff 等(2014)	利用追踪探测范式研究观察者如何在一群分心物中发现追逐。	减小追逐距离会降低探测到追逐的时间。	"捕食者"与"被捕食者"的空间邻近性。

3　动态线索引发生命性知觉的认知机制

从各种引发生命性知觉的运动线索的表现形式来看, 它们从不同层面构成了复杂的感知输入。有的线索表现了运动主体的物理属性(如光点生物运动), 有的线索传达了该主体与物理和社会环境的相互关系(如抵抗重力、对障碍物的反应、接近和回避), 有的线索传达了该主体行为能力(如执行动作的效率和合理性)甚至潜在的心理过程或心理状态(如思想、意图、情绪等)的信息(Santos et al., 2010)。这些运动线索都可以使观察者产生生命性知觉。针对该现象背后的认知加工过程和机制, 研究者提出了多种假说, 主要可以归为两个维度。生命探测器假说和能量违反假说

从视觉刺激加工的角度阐释了我们感知到生命性的认知机制。意图假说和理性行动原则从社会认知的角度阐释了我们为何产生生命性知觉。

3.1 “生命探测器”假说(“life detector” hypothesis)

“生命探测器”假说最初由 Troje 和 Westhoff (2006)提出，认为大脑中可能存在一种对四肢的局部运动敏感的视觉过滤器，这一机制可能是探测有关节的陆生动物的一种普遍检测系统。Troje 和 Westhoff (2006)给观察者呈现了完整的(coherent)和空间打乱的(spatial scrambled)光点步行者动画，让观察者进行方向辨别。他们发现，观察者能从空间打乱的动画中准确地提取运动方向信息，但从倒置的空间打乱动画中辨别方向的能力明显下降。这种局部方向辨别倒置效应可能与倒立破坏了与重力作用相容的加速度线索有关。他们还通过颠倒光点运动的特定部分，发现运动方向线索主要是由步行者的脚踝点携带的。结合 Mochon 和 McMahon (1980)提出的观点，脚在站立阶段被肌肉启动后完全在重力的影响下运动，Troje 和 Westhoff (2006)认为与重力作用相容的正立脚部运动传递了运动方向线索，并用“生命探测器”假说解释了他们的实验结果：携带运动方向线索的脚部运动传达了视野中存在动物的信号，“生命探测器”对这一信号敏感。上述研究根据方向辨别任务提出了“生命探测器”假说，后续研究用更直接的测量生命性感知的实验任务来验证这一假说。Chang 和 Troje (2008)让观察者对空间打乱、局部运动信息保持不变的光点生物运动进行生命性评分，发现观察者从正立空间打乱的动画中感知到的生命性比从倒立刺激中感知到的生命性更高，他们从正立刺激中辨别行走方向的成绩也更好，两种现象之间存在相关。这些结果侧面说明了对局部运动信息的加工和生命性知觉有关。基于一系列的研究证据，研究者进一步完善了“生命探测器”假说，认为该探测器由一种对局部运动特征敏感的视觉过滤器驱动(Chang et al., 2018; Johnson, 2006; Troje & Westhoff, 2006; Wang & Jiang, 2012)，这一机制可能是跨物种存在的(Vallortigara & Regolin, 2006)，由皮层下结构(例如上丘)负责(Chang et al., 2018)，并且受遗传因素影响(Wang et al., 2018)，可能是我们在地球重力环境中进化的产物(Wang et al., 2022)。

生命探测器假说主要存在如下局限。一方面，该假说主要针对人类及其他有足脊椎动物的行走运动，其主要证据也来自陆生有足生物，其他生存环境下的生物是否也存在生命探测机制还需要更多研究进行探索。另一方面，除了步行运动中符合重力作用的运动模式以外，其他运动类别的关键特征是否也能激活生命探测器尚未可知。近年来有研究提示鱼类对游动的同类也具备某种生命探测机制(Larsch & Baier, 2018; Ma et al., 2022)，但是否真正存在一个跨物种跨运动类别的“生命探测器”还有待进一步检验。

3.2 “能量违反”假说(“energy violation” hypothesis)

能量违反假说由 Stewart (1982)提出，认为客体的运动违背牛顿定律，观察者就会将其知觉为生命体。Stewart (1982)设计了一系列实验验证了这一假说。她给被试展示了几种小球运动的动画，结果发现从静止自主开始移动的小球、改变方向以避免碰撞的小球和直接向目标移动的小球等几种动画能够使观察者产生强烈的生命性知觉。她认为，这几种看似违反牛顿定律的运动共同体现出小球自身具有隐藏的内部能量源，因此才会引发生命性知觉。该假说主要被用于解释自主运动带来的生命性感知。正如前文所述，自主运动指的是客体能够在没有外力作用的情况下自行开始运动并自主控制运动，这与经典牛顿运动定律中物体不受外力时保持静止或匀速直线运动的规律是不相符的。这种违背牛顿运动定律的特点，传达出了运动客体自身具有隐藏的动力系统的信息。而诸如苹果受重力影响掉落，箱子受推力产生位移这类符合牛顿定律的运动(由于受到外部作用力而改变运动方向或速度)，则会带来客体无生命的感知(Kaduk et al., 2013)。

然而，能量违反假说也具有其局限性，符合该假说描述的运动不一定会被知觉为有生命性的运动。例如，小球 A 向静止的小球 B 的方向运动，直到碰到 B 时停下，同时 B 开始运动。小球 A 的运动是一种经典的发射运动(launch event)，符合自我驱动的特点，然而当它与小球 B 碰撞后并不会使观察者产生生命性知觉，而是会引发较强的因果知觉(causality perception) (Scholl & Tremoulet, 2000)。也就是说，能量违反假说对于生命性知觉的解释，没有考虑到情境因素(contextual factors)的介导。没有适当的情境，即使是自主发起运动的小球 A 也不会被知觉为有生命性。由此可见，

感知生命性除了需要依靠能量的变化，还存在其它诱发因素。

3.3 意图假说(the intentionality hypothesis)

人类的认知系统总是倾向于对客体与客体、客体与环境间的功能关系(functional relations)做出推断，以更好地理解和认识外部世界。Dittrich 和 Lea (1994)通过多物体运动研究发现，通过操纵简单图案的运动参数(如捕食者与被捕食者的速度关系、朝向关系)，便可以改变观察者对其意图性程度的感知，进而影响对其生命性的评分。也就是说，生命性归因和意图性归因具有较强的相关，生命性归因需要意图性归因。在此基础上，Tremoulet 和 Feldman (2006)将这一推论称为意图假说，并用实验证实了该假说。他们创设了有意图的情境(圆点作为猎物、捕食者或者障碍物)、物理接触的情境和控制情境。结果发现，相比于控制情境，在有意图的情境下生命性评分提高，在物理接触的情境下生命性评分降低。值得说明的是，在控制情境中，圆点也会发出改变速度或方向的运动(这两个参数在 Tremoulet 和 Feldman (2000)的研究中被证实可以影响生命性知觉)，表明生命性的感知不仅仅来源于对刺激运动特征的加工，情境或者运动主体与其他主体的互动也会通过影响观察者对运动原因的推断来影响生命性感知。因此，Tremoulet 和 Feldman (2006)进一步丰富了该假说，提出当观察者推断物体运动的原因中至少有一个是表现出了有意图的心理状态时，就会感知到生命性。对客体的心理状态(如意图、情感和社会关系)的推断通常也被归入“心理化”和“心理理论” (theory of mind, ToM)的过程(Heider & Simmel, 1944)。这种对于运动中所含社会意义的感知和理解依赖于对相关运动线索的信息整合和对客体所处环境的推断。因此，我们认为意图假说的内涵可以归纳为，无论运动主体是否具有生命形态，只要运动线索能够表现出主体具有一定程度的心智，无论是非常简单的目标导向(例如，移动拿到一个苹果)还是复杂的心智状态(如心理化)，都会导致我们产生生命性知觉。

但是，意图假说也存在尚未解释清楚的问题。通过运动线索及其情境对客体的意图进行推断含有较多自上而下的成分，但这种“推断”与一般意义上的推理不同，它在本质上是一种迅速且自动化的知觉(Scholl & Tremoulet, 2000)。婴儿研究认为，因果性和意图性推测是人类先天固有的能力(Premack, 1990)，其产生不需要依靠后天经验，而只需要适当的刺激即可触发。但另一方面，意图和心理化涉及高级的认知加工过程，人类为何能从简单的图形运动中迅速产生意图性和心理化这类高水平的认知并感知到生命性，仍是有待探索的问题。

3.4 理性行动原则(the principle of rational action)

人们如何运用各种原则(principle)去解释所观察到的客体行为是认知与发展心理学的核心问题之一。Gergely 等(1995)利用习惯化−去习惯化范式发现，1 岁的婴儿可以根据运动的合理性和有效性识别出“一个小圆为了接近另一个大圆‘跃过’它们之间的矩形”的动画是目标导向的运动。他们在后续概括出了理性行动原则，该原则指出，当且仅当一个行动被看作是在现实的约束条件下为实现目标状态而采取的最合理的行动时，该行动才会被认为是正常生命体发出的目标导向运动(Csibra & Gergely, 1998)。在上述动画中，如果分隔它们的矩形被当作固体障碍物，那么跳跃小圆的行为就可以被解释为通过最短的可用路径通往大圆的理性行动。在矩形障碍物不再存在的情境下，理性行动原则预测小圆应该通过现在可用的最合理的路线(最短的直线)接近它的目标大圆。此外，Csibra 等(1999)的实验证据还表明类似动物的表面特征或具有生物模式的运动(如自我驱动的运动)并不是理性行动原则解释行为的必要条件。综上所述，理性行动原则的内涵主要有以下两点：(1)行动的作用是带来未来的目标状态；(2)在环境限制下，目标是通过最合理的行动实现的(Biro et al., 2007; Csibra, 2003)。Shultz 等(2011)认为符合理性行动原则的运动可能是生命性的一种线索。换句话说，在当前情景的限制下，任何被认为是合理和有效的行动，可能都会被解释为是由一个有生命的主体发起的。这样的启发式可能来源于进化适应：在机械设备出现之前，以理性方式执行的行动只能由有生命的主体产生。同时，目标明确的动作相比于模式生物运动可能是一个更好的生命性诊断标志，因为后者可能是不真实的，如看不见的风力引起“自我推动运动”。

理性行动原则的局限性主要体现在将“理性”或“高效”与生命性做了绑定。然而，生命体并不一直都是理性和高效的。例如，狼群在围堵猎物时

往往会迂回接近或包围，并不会立刻扑向猎物，这种行动并不高效。另一方面，在当今科技高度发达的时代，非生命体也可能做出理性高效的行动。因此仅依赖理性行动原则并不能准确区分有生命和无生命的实体。

3.5 认知假说的比较及发展方向

对比刺激加工角度的生命探测器假说和能量违反假说，可以发现，“生命探测器”假说旨在从真实生物的内部运动特征解释地球上客观存在的生命体的运动所带来的生命性知觉，认为符合重力作用的肢体运动是探测生命性的线索。与之相对，能量违反假说强调运动的自主性或对外力的抵抗，旨在解释生命体抽象化身的整体运动如何引发生命性知觉，也可以解释为何抵抗重力作用的运动比顺应重力的运动能够引起更强的生命性知觉。二者看似矛盾，实则一体两面。生物体动力系统的存在允许其发起抵抗重力的运动，而这种运动最终又必然受到地球重力场的约束，从而使得真实的生命体表现出复杂的运动模式。

对比社会认知角度的意图假说和理性行动原则，可以发现，前者主要从推测客体意图的角度阐释生命性知觉，后者主要从行动的结果(目标状态)和效率方面阐释生命性知觉。意图假说关注的是观察者在观看运动的过程中的认知模式，理性行动原则主要从看到的运动的结果和对其过程合理性的评估来解释产生生命性知觉的认知模式。两种假说共同提供了意图推测、意图实现这一过程产生生命性知觉的认知解释。

值得注意的是，上述四种假说并非彼此对立的关系，而是从不同的视角解释了为何多种类型的运动线索均能引起生命性知觉。总体上看，这些假说主要存在以下两方面不足：(1)不能解释模式生物运动和表现意图的运动线索如何共同作用引起生命性感知；(2)只是从定性的角度对生命性知觉的有无进行划分，缺乏对生命性知觉程度的定量解释。因此，未来需要从这两个角度对现有理论加以完善。首先，要在研究中进一步考察两类线索同时存在时，如何引发生命性知觉，阐明二者是协同作用还是一方主导，是各自独立起作用还是会发生某种形式的交互或整合。其次，未来可借助计算模拟等方法将生命性知觉的理论假说从定性拓宽到定量的角度，用混合线性模型等计算模型准确刻画不同运动线索在生命性知觉中的相对作用大小。明确上述问题有助于从广度和深度上拓展现有理论假说，发展出一个可以解释各类动态线索如何协同引发生命性知觉的理论框架。

4 基于动态线索感知生命性的脑机制

如前所述，无论发出动作的主体是否是真正的生物，只要存在特定的运动线索，观察者就会产生生命性知觉。这些线索主要包括具有生物运动模式的动态线索及蕴含意图的动态线索。在此我们梳理了近年来利用功能磁共振成像(fMRI)、正电子发射断层扫描(PET)等技术考察基于两类动态线索的生命性知觉的神经机制研究。这些研究主要通过将可引起生命性感知(或高生命性)的运动与无生命性(或低生命性)的运动刺激对比，考察大脑对生命性运动特异的神经响应。以下将具体介绍生命性知觉中与两类动态线索加工相关的各个脑区及其可能的功能，以及我们在前人研究基础上提出的基于动态线索的生命性知觉的脑网络构想。

4.1 模式生物运动线索激活的脑区

在模式生物运动研究中，研究者认为基于生物运动信息的生命性探测可能在进化上非常保守，其加工有可能发生在一些古老的皮层下区域，如上丘(superior colliculus, SC)，但这一假设的研究证据还不充分，部分证据来自鸟类研究。Rosa-Salva 等(2015)聚焦于鸟类动物模型——家鸡(chicks of galliform species)，总结了小鸡研究中关于生命探测器的神经基础的研究证据，推测视顶盖(与哺乳动物的上丘同源)可能是一个参与生命探测的重要结构。更为直接地，Lorenzi 等(2017)让刚出生的小鸡观看小球自主改变速度这种能够引起成年小鸡视觉偏好和成年人生命性感知的模式生物运动，与观看不能引起生命性知觉的小球匀速运动条件对比，发现小鸡右侧视顶盖表现出更强的活动。在哺乳动物中，上丘作为视顶盖的同源结构很有可能被用来探测地球环境中重力驱动的脚部运动的不变性信息(Troje & Chang, 2013)。除了上丘之外，皮层下的丘脑腹外侧核(ventral lateral nucleus, VLN)也被发现参与了局部生物运动的加工，可以区分局部生物运动特征完整(可引起生命性知觉)和局部生物运动特征改变(无生命性)的运动刺激，提示该脑区可能也在生命探测中起一定

作用(Chang et al., 2018; Hirai & Senju, 2020)。

4.2　表现意图的运动线索激活的脑区

梭状回(fusiform gyrus, FG)对表现意图的生命性线索敏感, 如目标导向运动(Shultz & McCarthy, 2014)、双主体互动运动(Santos et al., 2010)、多主体互动运动(Castelli et al., 2000; Schultz et al., 2003)等。Shultz 和 McCarthy (2014)利用 fMRI 研究了梭状回对计算机制作的动画人物做目标导向运动(如顺利搬起一个箱子, 生命性评分更高)和非目标导向非理性的运动(如机械地“搬”箱子旁边的空气, 生命性评分更低)的反应, 发现 FG 对前者的反应更强。Santos 等(2010)发现, 当两运动主体互动程度越高以及生命性评分越大时, FG 会有越强的激活。Schultz 等(2003)研究了 FG 对多个几何图形互动动画的反应, 结果发现, 当几何图形被感知为类似于人类的追逐嬉戏时, 相比于几何图形被知觉为碰碰车的对照条件, FG 激活更强。

内侧前额叶(medial prefrontal cortex, mPFC)和颞顶联合(temporoparietal junction, TPJ)在将思想、信念和欲望等心理状态归因于他人(Frith & Frith, 1999)或几何图形(Castelli et al., 2000)时有反应。这一心理化网络主要由心理状态归因驱动(Ramsey & Hamilton, 2010)。很多研究发现二者对通过表现意图引发生命性知觉的动态线索有反应(Blakemore et al., 2003; Castelli et al., 2000; Schultz et al., 2003)。Castelli 等(2000)在 PET 研究中使用与 Heider 和 Simmel (1944)开发的动画相似的多主体互动的动画, 发现被试在观看激发心理化的生命性动画时, 相比于观看多主体随机运动的无生命性动画, mPFC 和 TPJ 的激活增加。除了通过操纵动画的形式改变意图性, 还有研究在不改变刺激形式的情况下, 通过操纵动画的背景使观察者将运动的物体感知为生命体, 同样发现了以上脑区的激活, 可能与观察者对运动物体的意图推测甚至更高级的社会认知有关(Wheatley et al., 2007)。

4.3　两类线索共同激活的脑区

后颞上沟(posterior superior temporal sulcus, pSTS)不仅对模式生物运动线索敏感, 也对表现出意图性的动画敏感。有研究证明, pSTS 对一系列模式生物运动, 包括光点生物运动 (Beauchamp et al., 2003; Duarte et al., 2022; Landsiedel et al., 2022; Saygin et al., 2004; Sokolov et al., 2018; Walbrin et al., 2018)、身体运动(Pelphrey et al., 2004)和自我驱动的运动(Pelphrey et al., 2003)都有强烈反应。Pelphrey 等人(2003)研究了 pSTS 对一系列从有生命到无生命的运动刺激序列的反应。这一刺激序列包括一个行走的人, 一个由圆环、圆柱体和球体组成的行走的机器人, 一个移动的带有摆动的钟摆, 以及组成机器人但在空间上重新排列的相同元素的不连贯运动。结果发现, 相对于后两种非生物的运动, pSTS 对行走的人和行走的机器人的反应更强烈并且有同等程度的激活。该结果一定程度上体现了 pSTS 对明显有生命性的运动和明显无生命性的运动的区分: 步行者和机器人都很接近有生命性这一端, 因为行走的机器人模仿了人类行走并且是自我推动的, 其运动模式提供了典型的生命性线索。此外, pSTS 也会被表现意图的运动线索激活, 如目标导向的运动(Schultz et al., 2004), 两主体之间随情况而变的运动(Blakemore et al., 2003)和互动的运动(Schultz et al., 2005)等。Shultz 和 McCarthy (2012)发现, 当观看不具有生物运动模式的刚性运动的机械臂做出成功的目标导向运动时, 相比于观看其做出非目标导向运动, pSTS 的激活更强, 但当观看具有类人运动模式的半刚性机械臂做出非目标导向运动时, pSTS 的活动与观看该刺激做出目标导向运动相比不存在显著差异, 却强于观看刚性机械臂做出非目标导向运动时的响应, 提示 pSTS 同时对模式生物运动和表现意图的运动线索敏感, 且两类线索单独作用都足以激活 pSTS。总体而言, pSTS 可以被两类引发生命性知觉的动态线索激活, 该脑区可能在运动物体生命性评估的过程中发挥了一定作用。

顶内沟(intraparietal sulcus, IPS)也表现出对两类引发生命性的动态线索的响应。Schultz 和 Bülthoff (2019)研究了仅由运动线索而不涉及任何形状、背景或者场景信息引发的生命性知觉的神经基础。他们操纵了单个点的自我驱动程度, 制作了从飞虫到叶子(即有生命性到无生命性)的渐变动画。结果发现, 右侧 IPS 的激活程度和生命性知觉有联系: 当观察者感知到生命性时, IPS 神经活动更强, 并且随着刺激越偏向生命性一端, 神经活动也表现出线性的增强。也就是说, 顶内沟活动反映了模式生物运动引发的生命性知觉。

但是研究者也不排除另一可能的解释，即 IPS 的激活可能反映了目标导向动作的表征，因为飞虫可能一直在追踪一个看不见的目标。有证据表明左侧前 IPS 对可引起生命性感知的目标导向运动敏感，不管这些运动具有怎样的动作模式或执行运动的是真正的生物体还是暗含意图的几何图形(Hamilton & Grafton, 2006; Ramsey & Hamilton, 2010)，提示这一脑区主要由对动作意图的理解而非动作或形状本身驱动，可能与意图导向运动引发的生命性知觉有关。

4.4 基于动态线索的生命性知觉脑网络构想

上述研究成果主要集中在单类动态线索驱动的单一脑区特异性功能的刻画，然而，生命性知觉是一个能够由多种类型的线索促发、快速且自动化的过程(Scholl & Tremoulet, 2000)，只研究某个特定脑区不足以使我们深入理解其神经机制。近年来，有研究者初步探究了人脑中是否存在生命性信息加工和知觉的脑网络这一议题。Shultz 等(2015)提出大脑中存在三个加工生命性的神经通路的假说：包括 FG 在内的腹侧枕颞皮层(ventral occipitotemporal cortex, VOTC)主要对与生物类似的静态线索敏感，包括 pSTS 在内的外侧枕颞皮层(lateral occipitotemporal cortex, LOTC)对模式生物运动线索敏感，包括 TPJ 在内的顶叶系统对表现意图的动态线索敏感。他们假设这三条通路之间均存在双向连接，脑网络中任意一个节点激活都会通过脑网络的连接激活其他节点，而激活流方向取决于所呈现的特定刺激的特征。他们用动态因果模型(DCM)研究了被试在观看人脸和生物运动时 FG 和 pSTS 之间的信息因果流，结果支持了 VOTC 和 LOTC 之间的信息流动方向取决于所呈现的刺激。但是，该结果存在两方面局限：一是只用了静态线索(面孔)和模式生物运动线索(生物运动)，没有验证表现意图的运动线索与其他线索激活的脑区之间的交互作用方式；二是并未阐明包含 mPFC、IPS、SC 及 VLN 等在内的与加工动态生命性线索紧密相关的脑结构在生命性知觉中的作用。

在此，我们结合上文提到的两类动态线索加工涉及的脑区，对 Shultz 等人提出的脑网络构想进行了拓展，初步推测动态线索引起生命性知觉的脑网络可能具有如下存在形式。皮层下结构，如 SC 和 VLN，可能是生命探测的第一站，负责提取表达生命体基本运动模式的关键动态特征。皮层上区域，如 FG、mPFC 和 TPJ 等负责提取多种层次的意图信息，从而为更高水平的生命性评估提供基础。pSTS 和 IPS 可能在加工两类动态线索的过程中起到整合作用，其激活强度可在一定程度上反映个体知觉到的生命性的高低。图 1 展示了上述几个脑区的功能和位置关系。我们沿用 Shultz 等的观点，认为这些核心节点之间存在双向连接及相互激活的可能，但这些节点的具体组织形式、信息流方向及其在生命性知觉中的作用，仍有待更多的实证研究进一步阐明。

此外，大脑的工作形式决定了特定脑区和脑网络的功能具有一定的复杂性。单个区域或网络可以完成多种功能，而多个脑区可通过不同的连接方式完成各种认知活动。未来进一步探究上述脑网络的活动多大程度上体现了对生命性运动的特异性加工功能，这种功能又是通过何种连接方式实现，将有助于回答基于动态线索感知生命性的脑机制这一复杂问题。

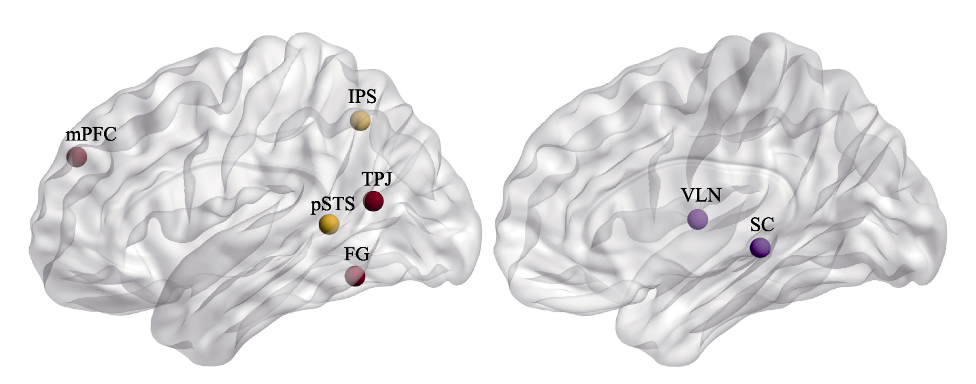


图 1 基于动态线索感知生命性的脑结构及其功能示意图(紫色代表模式生物运动线索激活的皮层下结构，红色代表意图导向线索激活的脑区，黄色代表两类线索均可以激活的脑区)

5　总结与展望

在动态的世界中，利用运动线索感知生命性对于人类和动物的生存以及社会行为都至关重要(Wheatley et al., 2007)。本文回顾了运动线索引发生命性知觉的研究，总结了两类暗含生命性的运动线索——模式生物运动和表现意图的运动，及其引发生命性知觉的研究证据。这些研究通过分别考察两类线索的作用，发现了一系列对于生命性知觉具有关键作用的运动模式及特征(详见表 1)。在此基础上，我们梳理了现有的理论假说，分别从视觉信息加工和社会认知的角度去解释两类线索引发生命性知觉的认知过程，并介绍了各个假说的局限性及不同假说之间的关联。最后，我们总结了近年来关于运动线索引发生命性知觉的脑机制方面的研究，介绍了研究者发现的一些和两种线索加工相关的脑区，探讨并发展了前人对生命性知觉的脑网络及神经通路提出的构想(详见图 1)。未来关于运动线索引发生命性知觉的研究还需深入探讨以下问题：

第一，两类动态线索在引发生命性感知中的作用、关系及机制仍有待阐明。在自然界中，生命体的运动往往同时表现出生物学上合理的运动模式和在特定环境下做出合理高效的有目的行动的特点。那么，运动模式和意图线索引发生命性知觉的过程是否存在先后关系，对运动模式的加工和意图的理解是先后发生还是同时进行？此外，在自然环境中，具备生物模式的运动是我们产生生命性知觉的必要条件，但在实验室研究中，生物模式的运动线索似乎是不必要的，仅凭表现出意图的运动模式就可以引发生命性感知。这两类线索对于生命性知觉是否是充分条件或必要条件，二者是单独发挥作用还是会产生交互或协同？前文大部分研究只考察了两类线索之一的作用，未来可将两类线索同时包含在一个研究中，系统操控并比较二者在生命性知觉中的作用，利用行为、生理及神经指标来测量两类线索引发生命性知觉现象的异同。上述研究对于完善现有的生命性知觉理论也具有重要意义。现有理论假说主要关注特定刺激引发的生命性知觉现象，对于某些运动线索(如受重力制约的运动)的作用甚至存在不一样的解释。未来研究者需要同时考虑视觉信息加工和高级认知过程的影响，在明确各类线索独立和交互作用的基础上，发展出一个能够解释各类动态线索如何协同引发生命性知觉的理论框架。

第二，动态线索引发生命性知觉的脑机制研究仍处于探索阶段，未来还需更多深入且系统的研究。一方面，现在大部分研究只是间接考察了大脑对包含生命性的动态线索的表征及反应(如 Shultz & McCarthy, 2014)，只有少数研究直接衡量了脑活动与生命性知觉(主观评分之类的指标)之间的关联(如 Schultz & Bülthoff, 2019)，未来可考虑引入表征相似性分析等方法(Ritchie et al., 2021)，精细刻画行为层面的生命性评估指标与神经响应模式之间的对应关系。另一方面，将动态线索引起生命性知觉的脑机制研究与静态生命客体的神经表征研究相结合，将有助于我们更全面地理解生命性知觉的认知神经机制。虽然现有证据表明多个脑区参与了生命性运动加工，但已有研究还无法回答其中哪些脑区负责对客体的生命属性进行分类表征，哪些脑区与视觉生命运动线索的加工更为相关或者兼具二者的功能。前人研究使用动物、面孔、身体等包含生命性的静态图片和房子、场景、工具等非生命客体图片对比，发现腹侧视觉通路中存在从外侧到内侧的区分生命体和非生命体的组织分布(Grill-Spector & Weiner, 2014; Kriegeskorte et al., 2008)，其中腹侧颞叶皮层(ventral temporal cortex, VTC)表现出对静态生命性客体层级化的类别表征以及生命性从高到低的连续性组织分布模式(Grill-Spector & Weiner, 2014; Kriegeskorte et al., 2008; Proklova & Goodale, 2022; Sha et al., 2015; Thorat et al., 2019)，提示未来研究或可同时使用多种类别的生命性运动和非生命运动刺激，进一步探究由运动线索传递的生命性信息的分类表征机制及其在皮层上的组织模式。此外，除外侧 VTC 的 FG 之外，STS 等脑区也对静态生命性线索如面孔、身体表现出激活(Allison et al., 2000; Pinsk et al., 2009; Shultz & McCarthy, 2014)。对比前文可以发现，静态生命体图片和动态生命性线索虽具有不同的表征，但也激活了一些相同的脑区(FG、STS 等)。然而，目前尚不清楚不同模态线索在上述脑区是否存在激活模式或程度上的差异，二者的加工是否存在交互，以及二者产生生命性知觉是否依赖共同的核心网络或特异性的神经通路。采用真实的包含多

种生命性线索的刺激(例如一只猎豹奔跑并扑向其猎物)有助于在未来回答上述问题, 并从脑网络的层面揭示产生完整的生命性知觉功能的神经机制。

第三, 动态线索引发的生命性知觉是否受遗传和进化因素影响是一个值得探索的问题。进化心理学家提出了“生命体监控假说”, 认为源于远古人类生存繁衍的必要性, 人类的注意系统会自动地探测环境中是否存在生命(Calvillo & Hawkins, 2016; Calvillo & Jackson, 2014; New et al., 2007), 这种对生命的注意优先性是进化产生的。但是也有研究对生命体监控假说提出了质疑, 认为对生命体图片的注意优先性并非由生命体引起, 而是受趣味性的影响(Hagen et al., 2018)。此外, 新生儿、小鸡、狗等动物都表现出对某些可引发成年人生命性知觉的动态线索的视觉偏好(Di Giorgio et al., 2021; Lorenzi et al., 2017; Rosa-Salva et al., 2018; Simion et al., 2008), 这种视觉偏好一定程度上可以说明它们也产生了类似于成年人的生命性知觉, 提示动态线索引发的生命性知觉很有可能是进化而来的。Wang 等(2014, 2018)利用双生子研究方法, 发现生物运动知觉, 尤其是与生命性感知相关的局部生物运动信息加工能力的个体差异具有可遗传性。未来可采用类似方法进一步考察不同类型的动态线索引发的生命性知觉多大程度上受遗传因素影响。

第四, 揭示运动线索引发生命性知觉的个体差异及计算原理具有一定的应用价值。在个体差异方面, 近年来不少学者开始关注自闭症谱系障碍者基于运动线索的生命性知觉。这些研究有的发现 ASD 者该能力相比正常人有损伤(Congiu et al., 2010; Rutherford et al., 2006), 有的发现 ASD 者在生命性知觉表现上没有损伤, 但加工策略存在代偿(Vanmarcke et al., 2017)。甚至在正常人群中, 加工引发生命性感知的重要运动线索(即局部生物运动信息)的能力也被证明与个体的自闭特质呈负相关(Wang et al., 2018)。由于自闭症患者的社会交往能力有所缺陷, 而生命性知觉是很多复杂社会认知功能的基础, 这种能力受损是否可以用于自闭症的早期识别, 训练并提升这种能力是否会对提升自闭症患者的社会认知能力有所帮助, 都是值得探索的主题。在计算方面, 随着科技的发展, 社交机器人、家庭机器人等新技术在现实生活中有广泛的应用场景, 包括为自闭症患者的治疗带来新的可能性(Castro-González et al., 2016)。而系统阐明引发生命性知觉的关键动态特征, 实现其计算模拟, 对于合理地赋予这些机器人生命性、宜人性从而提高其效能具有积极的作用。

参考文献

刘佳, 胡金生, 江宏君, 刘莹. (2021). 孤独症谱系障碍者基于运动线索的生命知觉. *心理科学*, *44*(4), 1012−1017. https://doi.org/10.16719/j.cnki.1671-6981.20210434

Allison, T., Puce, A., & McCarthy, G. (2000). Social perception from visual cues: Role of the STS region. *Trends in Cognitive Sciences*, *4*(7), 267−278. https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01501-1

Beauchamp, M. S., Lee, K. E., Haxby, J. V., & Martin, A. (2003). fMRI responses to video and point-light displays of moving humans and manipulable objects. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *15*(7), 991−1001. https://doi.org/10.1162/089892903770007380

Biro, S., Csibra, G., & Gergely, G. (2007). The role of behavioral cues in understanding goal-directed actions in infancy. *Progress in Brain Research*, *164*, 303−322. https://doi.org/10.1016/S0079-6123(07)64017-5

Blakemore, S. J., Boyer, P., Pachot-Clouard, M., Meltzoff, A., Segebarth, C., & Decety, J. (2003). The detection of contingency and animacy from simple animations in the human brain. *Cerebral Cortex*, *13*(8), 837−844. https://doi.org/10.1093/cercor/13.8.837

Calvillo, D. P., & Hawkins, W. C. (2016). Animate objects are detected more frequently than inanimate objects in inattentional blindness tasks independently of threat. *The Journal of General Psychology*, *143*(2), 101−115. https://doi.org/10.1080/00221309.2016.1163249

Calvillo, D. P., & Jackson, R. E. (2014). Animacy, perceptual load, and inattentional blindness. *Psychonomic Bulletin and Review*, *21*(3), 670−675. https://doi.org/10.3758/s13423-013-0543-8

Castelli, F., Happé, F., Frith, U., & Frith, C. (2000). Movement and mind: A functional imaging study of perception and interpretation of complex intentional movement patterns. *NeuroImage*, *12*(3), 314−325. https://doi.org/10.1006/nimg.2000.0612

Castro-González, Á., Admoni, H., & Scassellati, B. (2016). Effects of form and motion on judgments of social robots' animacy, likability, trustworthiness and unpleasantness. *International Journal of Human Computer Studies*, *90*, 27−38. https://doi.org/10.1016/j.ijhcs.2016.02.004

Chang, D. H. F., Ban, H., Ikegaya, Y., Fujita, I., & Troje, N. F. (2018). Cortical and subcortical responses to biological motion. *NeuroImage*, *174*, 87−96. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.03.013

Chang, D. H. F., & Troje, N. F. (2008). Perception of animacy and direction from local biological motion signals. *Journal of Vision*, *8*(5), 1−10. https://doi.org/10.1167/8.5.3

Clarke, T. J., Bradshaw, M. F., Field, D. T., Hampson, S. E., & Rose, D. (2005). The perception of emotion from body movement in point-light displays of interpersonal dialogue. *Perception*, *34*(10), 1171−1180. https://doi.org/10.1068/p5203

Congiu, S., Schlottmann, A., & Ray, E. (2010). Unimpaired perception of social and physical causality, but impaired perception of animacy in high functioning children with autism. *Journal of Autism and Developmental Disorders*, *40*(1), 39−53. https://doi.org/10.1007/s10803-009-0824-2

Csibra, G. (2003). Teleological and referential understanding of action in infancy. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *358*(1431), 447−458. https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1235

Csibra, G. (2008). Goal attribution to inanimate agents by 6.5-month-old infants. *Cognition*, *107*(2), 705−717. https://doi.org/10.1016/J.COGNITION.2007.08.001

Csibra, G., & Gergely, G. (1998). The teleological origins of mentalistic action explanations: A developmental hypothesis. *Developmental Science*, *1*(2), 255−259. https://doi.org/10.1111/1467-7687.00039

Csibra, G., Gergely, G., Bíró, S., Koós, O., & Brockbank, M. (1999). Goal attribution without agency cues: The perception of “pure reason” in infancy. *Cognition*, *72*(3), 237−267. https://doi.org/10.1016/S0010-0277(99)00039-6

de la Rosa, S., Ekramnia, M., & Bülthoff, H. H. (2016). Action recognition and movement direction discrimination tasks are associated with different adaptation patterns. *Frontiers in Human Neuroscience*, *10*(2016), 56−56. https://doi.org/10.3389/fnhum.2016.00056

Di Giorgio, E., Lunghi, M., Simion, F., & Vallortigara, G. (2017). Visual cues of motion that trigger animacy perception at birth: The case of self-propulsion. *Developmental Science*, *20*(4), 1−12. https://doi.org/10.1111/desc.12394

Di Giorgio, E., Lunghi, M., Vallortigara, G., & Simion, F. (2021). Newborns’ sensitivity to speed changes as a building block for animacy perception. *Scientific Reports*, *11*(1), 542. https://doi.org/10.1038/s41598-020-79451-3

Dittrich, W. H., & Lea, S. E. (1994). Visual perception of intentional motion. *Perception*, *23*(3), 253−268. https://doi.org/10.1068/p230253

Duarte, J. V., Abreu, R., & Castelo-Branco, M. (2022). A two-stage framework for neural processing of biological motion. *NeuroImage*, *259*(5), 119403. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2022.119403

Frankenhuis, W. E., House, B., Clark Barrett, H., & Johnson, S. P. (2013). Infants’ perception of chasing. *Cognition*, *126*(2), 224−233. https://doi.org/10.1016/J.COGNITION.2012.10.001

Frith, C. D., & Frith, U. (1999). Interacting minds—A biological basis. *Science*, *286*(5445), 1692−1695. https://doi.org/10.1126/science.286.5445.1692

Gao, T., McCarthy, G., & Scholl, B. J. (2010). The wolfpack effect: Perception of animacy irresistibly influences interactive behavior. *Psychological Science*, *21*(12), 1845−1853. https://doi.org/10.1177/0956797610388814

Gergely, G., Nádasdy, Z., Csibra, G., & Bíró, S. (1995). Taking the intentional stance at 12 months of age. *Cognition, 56*(2), 165−193. https://doi.org/10.1016/0010-0277(95)00661-H

Grill-Spector, K., & Weiner, K. S. (2014). The functional architecture of the ventral temporal cortex and its role in categorization. *Nature Reviews Neuroscience*, *15*(8), 536−548. https://doi.org/10.1038/nrn3747

Hagen, T., Espeseth, T., & Laeng, B. (2018). Chasing animals with split attention: Are animals prioritized in visual tracking? *i-Perception*, *9*(5), https://doi.org/10.1177/2041669518795932

Hamilton, A. F., & Grafton, S. T. (2006). Goal representation in human anterior intraparietal sulcus. *Journal of Neuroscience*, *26*(4), 1133−1137. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4551-05.2006

Heider, F., & Simmel, M. (1944). An Experimental Study of Apparent Behavior. *The American Journal of Psychology*, *57*(2), 243−259. https://doi.org/10.2307/1416950

Hirai, M., & Senju, A. (2020). The two-process theory of biological motion processing. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *111*, 114−124. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.01.010

Hofrichter, R., Mueller, M. E., & Rutherford, M. D. (2021). Children’s Perception of Animacy: Social Attributions to Moving Figures. *Perception*, *50*(5), 387−398. https://doi.org/10.1177/03010066211010142

Johansson, G. (1973). Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Perception & Psychophysics*, *14*(2), 201−211. https://doi.org/10.3758/BF03212378

Johnson, M. H. (2006). Biological Motion: A Perceptual Life Detector? *Current Biology*, *16*(10), 376−377. https://doi.org/10.1016/J.CUB.2006.04.008

Kaduk, K., Elsner, B., & Reid, V. M. (2013). Discrimination of animate and inanimate motion in 9-month-old infants: An ERP study. *Developmental Cognitive Neuroscience*, *6*, 14−22. https://doi.org/10.1016/j.dcn.2013.05.003

Kawabe, T. (2017). Perceiving animacy from deformation and translation. *I-Perception*, *8*(3), 1−14. https://doi.org/10.1177/2041669517707767

Kriegeskorte, N., Mur, M., Ruff, D. A., Kiani, R., Bodurka, J., Esteky, H., Tanaka, K., & Bandettini, P. A. (2008). Matching categorical object representations in inferior temporal cortex of man and monkey. *Neuron*, *60*(6), 1126−1141. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2008.10.043

Landsiedel, J., Daughters, K., Downing, P. E., & Koldewyn, K. (2022). The role of motion in the neural representation of social interactions in the posterior temporal cortex. *NeuroImage*, *262*(4), 119533. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2022.119533

Larsch, J., & Baier, H. (2018). Biological motion as an innate perceptual mechanism driving social affiliation. *Current Biology*, *28*(22), 3523−3532. https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.09.014

Looser, C. E., & Wheatley, T. (2010). The tipping point of animacy: How, when, and where we perceive life in a face. *Psychological Science*, *21*(12), 1854−1862. https://doi.org/10.1177/0956797610388044

Lorenzi, E., Mayer, U., Rosa-Salva, O., & Vallortigara, G. (2017). Dynamic features of animate motion activate septal and preoptic areas in visually naïve chicks (Gallus gallus). *Neuroscience*, *354*, 54−68. https://doi.org/10.1016/J.NEUROSCIENCE.2017.04.022

Ma, X., Yuan, X., Liu, J., Shen, L., Yu, Y., Zhou, W., Liu, Z., & Jiang, Y. (2022). Gravity-dependent animacy perception in zebrafish. *Research*, 1−12. https://doi.org/10.34133/2022/9829016

Meyerhoff, H. S., Schwan, S., & Huff, M. (2014). Perceptual animacy: Visual search for chasing objects among distractors. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *40*(2), 702−717. https://doi.org/10.1037/a0034846

Michotte, A. (1963). *The perception of causality* (T. R. Miles, & E. Miles, Trans.). New York: Basic Books. (Original work published 1946)

Mochon, S., & McMahon, T. A. (1980). Ballistic walking. *Journal of Biomechanics*, *13*(1), 49−57. https://doi.org/10.1016/0021-9290(80)90007-X

New, J., Cosmides, L., & Tooby, J. (2007). Category-specific attention for animals reflects ancestral priorities, not expertise. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *104*(42), 16598−16603. https://doi.org/10.1073/pnas.0703913104

Parovel, G., Guidi, S., & Kreß, K. (2018). Different contexts change the impression of animacy. *Attention, Perception, and Psychophysics*, *80*(2), 553−563. https://doi.org/10.3758/s13414-017-1439-x

Pelphrey, K. A., Mitchell, T. V., McKeown, M. J., Goldstein, J., Allison, T., & McCarthy, G. (2003). Brain activity evoked by the perception of human walking: Controlling for meaningful coherent motion. *Journal of Neuroscience*, *23*(17), 6819−6825. https://doi.org/10.1523/jneurosci.23-17-06819.2003

Pelphrey, K. A., Morris, J. P., & McCarthy, G. (2004). Grasping the intentions of others: The perceived intentionality of an action influences activity in the superior temporal sulcus during social perception. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16*(10), 1706−1716. https://doi.org/10.1162/0898929042947900

Pinsk, M. A., Arcaro, M., Weiner, K. S., Kalkus, J. F., Inati, S. J., Gross, C. G., & Kastner, S. (2009). Neural representations of faces and body parts in macaque and human cortex: A comparative fMRI study. *Journal of Neurophysiology*, *101*(5), 2581−2600. https://doi.org/10.1152/jn.91198.2008

Pollick, F. E., Kay, J. W., Heim, K., & Stringer, R. (2005). Gender recognition from point-light walkers. Journal of Experimental Psychology. *Human Perception and Performance*, *31*(6), 1247−1265. https://doi.org/10.1037/0096-1523.31.6.1247

Premack, D. (1990). The infant's theory of self-propelled objects. *Cognition*, *36*(1), 1−16. https://doi.org/10.1016/0010-0277(90)90051-K

Proklova, D., & Goodale, M. A. (2022). The role of animal faces in the animate-inanimate distinction in the ventral temporal cortex. *Neuropsychologia*, *169*, 108192. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2022.108192

Ramsey, R., & Hamilton, A. F. (2010). Triangles have goals too: Understanding action representation in left aIPS. *Neuropsychologia*, *48*(9), 2773−2776. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2010.04.028

Ritchie, J. B., Zeman, A. A., Bosmans, J., Sun, S., Verhaegen, K., & Op de Beeck, H. P. (2021). Untangling the animacy organization of occipitotemporal cortex. *Journal of Neuroscience*, *41*(33), 7103−7119. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2628-20.2021

Rosa-Salva, O., Hernik, M., Broseghini, A., & Vallortigara, G. (2018). Visually-naïve chicks prefer agents that move as if constrained by a bilateral body-plan. *Cognition*, *173*, 106−114. https://doi.org/10.1016/J.COGNITION.2018.01.004

Rosa-Salva, O., Mayer, U., & Vallortigara, G. (2015). Roots of a social brain: Developmental models of emerging animacy-detection mechanisms. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *50*, 150−168. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2014.12.015

Rutherford, M. D., Pennington, B. F., & Rogers, S. J. (2006). The perception of animacy in young children with autism. *Journal of Autism and Developmental Disorders*, *36*(8), 983−992. https://doi.org/10.1007/s10803-006-0136-8

Santos, N. S., David, N., Bente, G., & Vogeley, K. (2008). Parametric induction of animacy experience. *Consciousness and Cognition*, *17*(2), 425−437. https://doi.org/10.1016/j.concog.2008.03.012

Santos, N. S., Kuzmanovic, B., David, N., Rotarska-Jagiela, A., Eickhoff, S. B., Shah, J. N., … Vogeley, K. (2010). Animated brain: A functional neuroimaging study on animacy experience. *NeuroImage*, *53*(1), 291−302. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.05.080

Saygin, A. P., Wilson, S. M., Hagler, D. J., Bates, E., & Sereno, M. I. (2004). Point-light biological motion perception activates human premotor cortex. *Journal of Neuroscience*, *24*(27), 6181−6188. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0504-04.2004

Scholl, B. J., & Tremoulet, P. D. (2000). Perceptual causality and animacy. *Trends in Cognitive Sciences*, *4*(8), 299−309. https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01506-0

Schultz, J., & Bülthoff, H. H. (2019). Perceiving animacy purely from visual motion cues involves intraparietal

sulcus. *NeuroImage*, *197*, 120−132. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.04.058

Schultz, J., Friston, K. J., O'Doherty, J., Wolpert, D. M., & Frith, C. D. (2005). Activation in posterior superior temporal sulcus parallels parameter inducing the percept of animacy. *Neuron*, *45*(4), 625−635. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2004.12.052

Schultz, J., Imamizu, H., Kawato, M., & Frith, C. D. (2004). Activation of the human superior temporal gyrus during observation of goal attribution by intentional objects. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16*(10), 1695−1705. https://doi.org/10.1162/0898929042947874

Schultz, R. T., Grelotti, D. J., Klin, A., Kleinman, J., Van der Gaag, C., Marois, R., & Skudlarski, P. (2003). The role of the fusiform face area in social cognition: Implications for the pathobiology of autism. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *358*(1430), 415−427. https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1208

Sha, L., Haxby, J. V., Abdi, H., Guntupalli, J. S., Oosterhof, N. N., Halchenko, Y. O., & Connolly, A. C. (2015). The animacy continuum in the human ventral vision pathway. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *27*(4), 665−678. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00733

Shultz, S., Lee, S. M., Pelphrey, K., & Mccarthy, G. (2011). The posterior superior temporal sulcus is sensitive to the outcome of human and non-human goal-directed actions. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *6*(5), 602−611. https://doi.org/10.1093/scan/nsq087

Shultz, S., & McCarthy, G. (2012). Goal-directed actions activate the face-sensitive posterior superior temporal sulcus and fusiform gyrus in the absence of human-like perceptual cues. *Cerebral Cortex*, *22*(5), 1098−1106. https://doi.org/10.1093/cercor/bhr180

Shultz, S., & McCarthy, G. (2014). Perceived animacy influences the processing of human-like surface features in the fusiform gyrus. *Neuropsychologia*, *60*(1), 115−120. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2014.05.019

Shultz, S., van den Honert, R. N., Engell, A. D., & McCarthy, G. (2015). Stimulus-induced reversal of information flow through a cortical network for animacy perception. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *10*(1), 129−135. https://doi.org/10.1093/scan/nsu028

Simion, F., Regolin, L., & Bulf, H. (2008). A predisposition for biological motion in the newborn baby. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *105*(2), 809−813. https://doi.org/10.1073/pnas.0707021105

Sokolov, A. A., Zeidman, P., Erb, M., Ryvlin, P., Friston, K. J., & Pavlova, M. A. (2018). Structural and effective brain connectivity underlying biological motion detection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *115*(51), E12034−E12042. https://doi.org/10.1073/pnas.1812859115

Stewart, J. A. (1982). *Perception of animacy* (Unpublished doctoral dissertation). University of Pennsylvania, Philadelphia.

Szego, P. A., & Rutherford, M. D. (2008). Dissociating the perception of speed and the perception of animacy: A functional approach. *Evolution and Human Behavior*, *29*(5), 335−342. https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2008.04.002

Takahashi, K., & Watanabe, K. (2015). Synchronous motion modulates animacy perception. *Journal of Vision*, *15*(8), 1−17. https://doi.org/10.1167/15.8.17

Thorat, S., Proklova, D., & Peelen, M. V. (2019). The nature of the animacy organization in human ventral temporal cortex. *ELife*, *8*, 1−18. https://doi.org/10.7554/eLife.47142

Thurman, S. M., & Lu, H. (2013). Physical and biological constraints govern perceived animacy of scrambled human forms. *Psychological Science*, *24*(7), 1133−1141. https://doi.org/10.1177/0956797612467212

Tremoulet, P. D., & Feldman, J. (2000). Perception of animacy from the motion of a single object. *Perception*, *29*(8), 943−951. https://doi.org/10.1068/p3101

Tremoulet, P. D., & Feldman, J. (2006). The influence of spatial context and the role of intentionality in the interpretation of animacy from motion. *Perception and Psychophysics*, *68*(6), 1047−1058. https://doi.org/10.3758/BF03193364

Troje, N. F., & Chang, D. H. F. (2013). Shape-independent processing of biological motion. In K. L. Johnson & M. Shiffrar (Eds.), *People watching: Social, perceptual, and neurophysiological studies of body perception* (pp. 82−100). New York: Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195393705.003.0006

Troje, N. F., & Westhoff, C. (2006). The inversion effect in biological motion perception: Evidence for a "life detector"? *Current Biology*, *16*(8), 821−824. https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.03.022

Vallortigara, G., & Regolin, L. (2006). Gravity bias in the interpretation of biological motion by inexperienced chicks. *Current Biology*, *16*(8), 279−280. https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.03.052

Vanmarcke, S., van de Cruys, S., Moors, P., & Wagemans, J. (2017). Intact animacy perception during chase detection in ASD. *Scientific Reports*, *7*(1), 1−10. https://doi.org/10.1038/s41598-017-12204-x

Walbrin, J., Downing, P., & Koldewyn, K. (2018). Neural responses to visually observed social interactions. *Neuropsychologia*, *112*(2), 31−39. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2018.02.023

Wang, L., & Jiang, Y. (2012). Life motion signals lengthen perceived temporal duration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *109*(11), 1−5. https://doi.org/10.1073/pnas.1115515109

Wang, Y., & Jiang, Y. (2014). Integration of 3D structure from disparity into biological motion perception independent of depth awareness. *PLoS ONE*, *9*(2), e89238. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0089238

Wang, Y., Wang, L., Xu, Q., Liu, D., Chen, L., Troje, N. F., He, S., & Jiang, Y. (2018). Heritable aspects of biological motion perception and its covariation with autistic traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *115*(8), 1937−1942. https://doi.org/10.1073/pnas.1714655115

Wang, Y., Wang, L., Xu, Q., Liu, D., & Jiang, Y. (2014). Domain-Specific Genetic Influence on Visual-Ambiguity Resolution. *Psychological Science*, *25*(8), 1600−1607. https://doi.org/10.1177/0956797614535811

Wang, Y., Zhang, X., Wang, C., Huang, W., Xu, Q., Liu, D., … Jiang, Y. (2022). Modulation of biological motion perception in humans by gravity. *Nature Communications*, *13*(1), 1−10. https://doi.org/10.1038/s41467-022-30347-y

Waytz, A., Gray, K., Epley, N., & Wegner, D. M. (2010). Causes and consequences of mind perception. *Trends in Cognitive Sciences*, *14*(8), 383−388. https://doi.org/10.1016/j.tics.2010.05.006

Wheatley, T., Milleville, S. C., & Martin, A. (2007). Understanding animate agents: Distinct roles for the social network and mirror system: Research report. *Psychological Science*, *18*(6), 469−474. https://doi.org/10. 1111/j.1467-9280.2007.01923.x

Yang, X., Cai, P., & Jiang, Y. (2014). Effects of walker gender and observer gender on biological motion walking direction discrimination. *PsyCh Journal*, *3*(3), 169−176. https://doi.org/10.1002/pchj.53

Zhang, X., Xu, Q., Jiang, Y., & Wang, Y. (2017). The interaction of perceptual biases in bistable perception. *Scientific Reports*, *7*, 1−8. https://doi.org/10.1038/srep42018

Animacy perception from motion cues: Cognitive and neural mechanisms

HUANG Mei, YANG Ge-Qing, WANG Ying, JIANG Yi

(*State Key Laboratory of Brain and Cognitive Sciences, CAS Center for Excellence in Brain Science and Intelligence Technology, Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100101, *China*)

(*Department of Psychology, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*)

(*Chinese Institute for Brain Research, Beijing* 102206, *China*)

Abstract: Perceiving animacy from moving entities is vital to human survival, reproduction, and social interaction. Motion cues that trigger animacy perception can be divided into two types: movements with biological motion patterns and movements conveying intention, both of which contain some specific motion features that are key to animacy perception. The existing theoretical hypotheses explain the above phenomena from the perspectives of visual information processing and social cognition, respectively. Animacy perception from the two types of motion cues engages multiple cortical and sub-cortical brain regions, which may constitute a brain network serving the purpose of life-signal detection as well as high-level functions like intention understanding and reasoning. Future studies need to systematically reveal the distinct roles of the two types of motion cues in animacy perception and their interactive mechanisms from cognitive, behavioral genetic, and neural aspects. Meanwhile, the organization and connection of the brain network for animacy perception and the exact function of each individual node in this network remain to be illuminated. In addition, exploring the computational principle of animacy perception from motion cues and treating the deficits in such ability as a potential marker of social cognitive disorders would help promote its application in the fields of artificial intelligence and mental disorder diagnosis.

Keywords: animacy perception, biological motion, life detection, goal-directed motion, intention understanding